УДК 593.1:591.524.1:532.526

И.В.Довгаль, В.А. Кочин

АДАПТАЦИИ ПРИКРЕПЛЕННЫХ ПРОСТЕЙШИХ К ФАКТОРАМ, СВЯЗАННЫМ С ПРОТОЧНОСТЬЮ

Адаптації прикріплених найпростіших до факторів, пов'язаних з проточністю. Довгаль І. В., Кочин В. А. — На основі власних та літературних даних розглянуто адаптації та модифікації прикріплених найпростіших до факторів, що діють на них у різних ділянках обміжного шару рідини. Обговорюються механічна дія потоку води, забезпеченість сидячих найпростіших живленням, особливості орієнтації їх розселювальних стадій та інші фактори. Адаптації найпростіших до розглянутих факторів відіграють істотну роль у формуванні просторової структури угруповання обростання.

Ключові слова: Protozoa, адаптації, гідродинаміка, обміжний шар.

Adaptations of the Sessile Protists to the Running Water Factors. Dovgal I. V., Kochin V. A. — Adaptations and modifications of sessile protozoans to different fluid boundary factors are considered on original and literary data. Water stream mechanic effect, sessile protist food access, migratory stage orientation peculiarities etc. are discussed. Adaptations play an important role in the overgrowing community spatial structure.

Key words: Protozoa, adaptations, hydrodynamics, boundary layer.

Для прикрепленных организмов, обитающих в водной среде, существенными должны быть факторы, связанные с движением воды. Эти факторы относят к важнейшим свойствам биотопа, от которых зависит формирование особенностей экоморф (Алеев, 1986). Связь особенностей морфологии с гидродинамическими нагрузками удачно прослежена для организмов макробентоса (Koehl, 1984). Однако гидродинамические факторы не учитывались в тех работах, где рассматриваются адаптации простейших к прикрепленному образу жизни. Для организмов, имеющих размеры менее 1 мм, условия обитания на обтекаемой поверхности будут иными, чем для более крупных, за счет преобладающей роли вязкости, а не инерции. Как показали Н. Сильвестр с соавт. (Silvester et al., 1985), эти организмы оказываются в пределах гидродинамического пограничного слоя.

Пограничный слой жидкости образуется вокруг обтекаемых ею тел за счет вязкости. В его пределах скорость потока постепенно снижается, а у поверхности обтекаемого тела падает до нуля, т.е. происходит "прилипание" жидкости (рис.1). Для небольших объектов, к которым относятся простейшие, существенной является величина пограничного слоя с близкой к нулю скоростью течения — "толщина вытеснения" (Шлихтинг, 1974).

Один из основных факторов в данных условиях — механическое воздействие потока воды. На обитателей пограничного слоя воздействует несколько разновидностей таких нагрузок. Среди важнейших следует указать напряжение сдвига и напряжение гидродинамического упора (Шлихтинг, 1974). Для сидячих организмов существенное значение имеет также турбулентность (Carling, 1992). Напряжение сдвига (формула 1) действует на любое прикрепленное тело, в том числе и в пределах толщины вытеснения:

$$\tau \sim \mu \cdot \frac{\delta U_x}{\delta_y} \qquad (1)$$

где U_x — компонента скорости, касательная поверхности тела, μ — динамический коэффициент вязкости. Его воздействие на объект максимально в точке прикрепления последнего. Как следует из уравнения (формула 2), для стебельчатого организма величина гидродинамического упора будет снижаться в направлении точки прикрепления к субстрату:

$$R = \rho \int_0^l U_x d_y \qquad (2)$$

где ρ — плотность жидкости, l — высота прикрепленного организма. В пределах толщины вытеснения гидродинамический упор на сидячие организмы практически не действует.

В числе адаптаций простейших к прикрепленному образу жизни указывались формирование распластанного по субстрату тела, поселение в сочленениях конечностей хозяина-

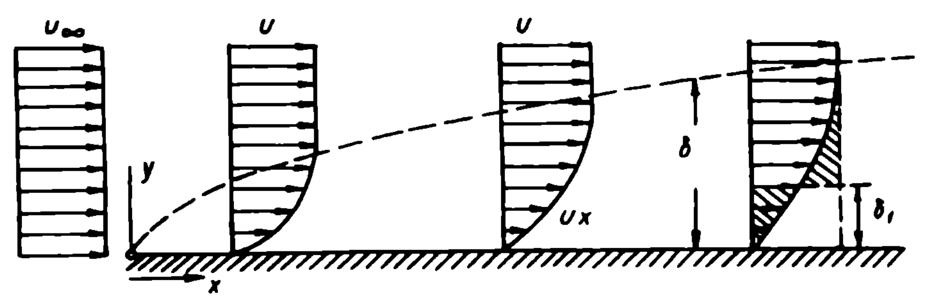


Рис. 1. Пограничный слой (δ) и толщина вытеснения (δ_1) пограничного слоя на пластине, обтекаемой в продольном направлении (по Шлихтингу, 1974).

Fig. 1. Boundary layer (δ) and boundary layer dasplacement thckness (δ_1) on a plate under longitudinal flow-around.

носителя, бокаловидная форма тела, наличие стебелька или подошвы, образование раковины, способность к сокращению зооида или колонии (Бурковский, 1984; Довгаль, 1991; Rieder, 1936).

Отмечено также наличие существенной связи между локализацией цилиат на поверхности тела хозяина и морфологией прикрепительных органелл (Matthes, 1974). В частности, особи щупальцевой инфузории *Discophrya lichtensteinii* при поселении на ногах и на теле жуков рода *Potamonectes* имеют разную длину стебелька.

Объектом наших исследований явились особи водных жуков (*Hyphydrus ovatus*), голова, грудь и элитры которых были заселены сукторией *D. lichtensteinii* с высокой интенсивностью (до 100 экз/хоз.). Результаты промеров цилиат обрабатывались с помощью дисперсионного анализа. При расчете параметров пограничного слоя на поверхности тела жуков учитывались достаточно хорошо изученные особенности их плавания (Nachtigal, 1960). Поскольку в нашем случае толщина пограничного слоя в любой рассматриваемой точке будет намного меньше радиуса тела хозяина, то в первом приближении рассмотрение трехмерного пограничного слоя можно заменить рассмотрением плоского пограничного слоя. При этом форма тела *H.ovatus* может быть достаточно точно аппроксимирована круговым цилиндром в диаметральной плоскости. Кроме того, учитывая, что числа Рейнольдса при плавании *Hyphydrus* ниже 500, можно ограничиться использованием теории ламинарного пограничного слоя. Также необходимо учитывать нестационарный характер плавания водных жуков, как и большинства гидробионтов, характеристики пограничного слоя у тела которых претерпевают значительные изменения (Першин, 1988). Однако, рассматривая лишь режимы спокойного плавания для водных жуков (Nachtigal, 1960) можно прийти к выводу, что в этом случае относительное ускорение намного меньше 1 (формула 3):

$$\frac{dU}{dt} \ll 1, \qquad (3)$$

где *U* — скорость плавания жука. При этом условии можно считать кинематику движения слабо нестационарной, а модель стационарного пограничного слоя пригодной для дальнейшего анализа (Струминский, 1985). Это позволяет при расчетах использовать метод Блазиуса (Шлихтинг, 1974).

При изучении изменчивости *D. lichtensteinii* уже визуально была заметна тенденция к увеличению длины стебелька инфузории при ее локализации вблизи заднего края элитр. Дисперсионный анализ подтвердил эту тенденцию, особенно когда в качестве морфологического показателя использовалось отношение длины тела *D.lichtensteinii* к длине стебелька (таблица). Полученные результаты привели нас к мысли, что такая зависимость может

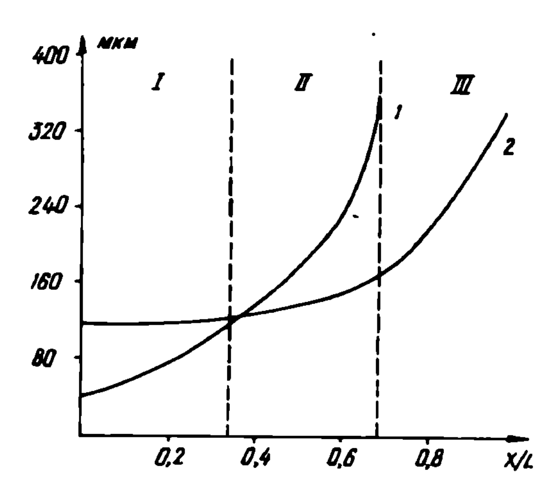


Рис.2. Изменение толщины вытеснения (*1*) и высоты тела *Discophrya lichtensteinii* (*2*) на различных участках элитр *Hyphydrus ovatus*. *X* — расстояние от переднего конца тела жука; *L* — длина тела жука.

Fig. 2. Change of thickness of displacement (*1*) and *Discophrya lichtensteinii* body height (*2*) on different parts of *Hyphydrus ovatus* elytrae. *X* — distance from the beetle anterior body end; *L* — beetle body length

быть связана с параметрами пограничного слоя, образующегося у поверхности тела жука при плавании.

Расчет параметров погранслоя показал, что вдоль поверхности тела жука можно выделить три зоны (рис.2). I зона охватывает голову, грудь и переднюю часть элитр. При локализации в этой зоне особи *D.lichtensteinii* располагаются за пределах толщины вытеснения, т.е. попадают под воздействие как гидродинамического упора, так и напряжения сдвига. II зона занимает среднюю часть элитр. Здесь особи инфузорий полностью находятся в пределах толщины вытеснения, т.е. подвержены воздействию только напряжения сдвига. III зона занимает последнюю треть тела жука и начинается в точке отрыва погранслоя. В ее пределах особи инфузорий оказываются под воздействием потока воды с высокой степенью турбулентности.

Таким образом, по собственным и литературным данным (Раилкин, 1988, 1991; Silvester et al., 1985 и др.), обитатели пограничного слоя подвергаются воздействию ряда специфических факторов, связанных с наличием потока воды, причем, в зависимости от размеров субстрата, его типа (поверхность подвижного хозяина или неподвижный субстрат) и участка поверхности, это воздействие будет различным. Такая неоднородность структуры пограничного слоя создает предпосылки для выработки прикрепленными простейшими модификаций или адаптаций к факторам, действующим в разных его участках.

Приспособлением к воздействию напряжения сдвига является выделение клейких веществ диатомовыми водорослями и инфузориями и формирование прикрепительных органелл сидячими инфузориями (Форе-

Зависимость отношения длины тела к длине стебелька Discophrya lichtensteinii от локализации на элитрах Hyphydrus ovatus (результаты дисперсионного анализа)

Dependence of body length/peduncle length ratio of Discophrya lichensteinii on its localization on Hyphydrus ovatus elytrae (dispersion analysis results)

Вариации	Степень свободы	Суммы квадрато	Дисперсии	Критерий Фишера		
				Fф	Fst	
					5 %	1 %
Факториальная	2	879.9	440	30.99	3.11	4.88
Остаточная	88	1249.3	14.2	—	—	—
Общая	90	2129.2	—	—	—	—

Фремье, 1969). При этом существенным является увеличение площади поверхности прикрепления, например, за счет формирования прикрепительных дисков. Другим способом противодействия напряжению сдвига является формирование распластанного по субстрату тела, что характерно для ряда сукторий (*Heliophrya, Dendrocometes, Dendrosoma* и др.), перитрих (*Lagenophrys*) и других сидячих простейших.

У рассмотренной нами *D. lichtensteinii* адаптацией к гидродинамическому упору служит уплощение тела и его способность отклоняться к поверхности тела жука при больших нагрузках. В потоке с высокой степенью турбулентности, когда особи инфузорий подвергаются периодическо у воздействию возникающих в нем вихрей, адаптивное значение, вероятно, имеет удлинение гибкого стебелька, позволяющего его обладателю двигаться вместе с обтекающей жидкостью, что снижает нагрузку. Как отмечает М.Кель (Koehl, 1984), организмы, обладающие вытянутым телом (например, водоросли с удлиненными талломами), способным колебаться вместе с обтекающими его волнами, испытывают существенно меньшую деформирующую нагрузку, чем просто отклоняющиеся под воздействием потока.

В пределах пограничного слоя напряжение гидродинамического упора возрастает по направлению к свободному концу прикрепленного тела (Silvester et al., 1985), т.е. к месту, где у стебельчатых форм часто находится область соединения стебелька и зооида, для защиты которой требуются дополнительные приспособления. При этом часть из них вырабатывает адаптации, обеспечивающие такую защиту, либо повышающие прочность соединения (в том числе папиллы, раковины, эндостили и т.п.), что особенно характерно для сидячих инфузорий (Форе-Фремье, 1969; Довгаль, 1991; Matthes, 1974).

Еще одним способом противодействия гидродинамическим нагрузкам является выбор локализации в защищенных от воздействия потока участках (например, сочленений между сегментами тела у ракообразных или насекомых), что часто наблюдается у сукторий, перитрих, хонотрих и др.

Интересно, что перечисленные адаптации, в основном, аналогичны тем, которые описаны для организмов фито- и зообентоса, обитающих в прибойной зоне морей (Koehl, 1984).

Для простейших — комменсалов подвижных хозяев, кроме упомянутых выше факторов , существенной является нестационарность пограничного слоя. Его толщина меняется при изменении скорости плавания хозяина-носителя на разных этапах его плавательного цикла (Першин, 1988). Подобная нестационарность пограничного слоя делает необходимой выработку двух групп адаптаций или модификаций. Во-первых, к воздействующим на сидячих простейших гидродинамическим нагрузкам, во-вторых, к периодическим изменениям этих нагрузок (либо их периодическому исчезновению).

Важным фактором, связанным с наличием потока воды, является обеспеченность пищей. Поселение *D.lichtensteinii* в упомянутых нами I и III зонах на элитрах жука, по-видимому, связано с тем, что в условиях проточности повышается вероятность столкновения щупалец хищной суктории с ее жертвами — планктонными инфузориями, что подтверждается нашими предварительными наблюдениями. Еще больше повышает эффективность хищничества локализация в турбулентном потоке (Evans, 1989), и именно в таких условиях оказываются особи *D. lichtensteinii* при поселении у заднего края элитр жука.

Использование понятия пограничного слоя способствует пониманию процесса расселения эктокомменсальных простейших и выбора ими локуса на теле хозяина-носителя. На организмы, полностью оказывающиеся в пре-

делах толщины вытеснения, напряжение гидродинамического упора не действует. Напряжение сдвига, в свою очередь, практически перестанет действовать на объект, который отделился от субстрата. Благодаря этому расселительные стадии простейших могут, по-видимому, свободно перемещаться по поверхности тела плавающих хозяев, даже во время движения последних, оставаясь при этом в пределах толщины вытеснения, т.е. в "стоячей воде". В этом случае вполне возможен выбор оптимального локуса. Кроме того, при копуляции некоторых беспозвоночных — хозяев комменсалов (которые в этот период часто сохраняют подвижность), вокруг их пары, по-видимому, образуется общий пограничный слой. Это во многом объясняет, как расселительным стадиям комменсальных инфузорий (в особенности плохо плавающим томитам хонотрих и вообще не способным к плаванию томитам сукторий-вермигеммин), а также микроконъюгантам перитрих, удается перебраться на новых хозяев-носителей.

Адаптируясь к разным участкам пограничного слоя, прикрепленные протисты могут существенно снижать топическую и трофическую конкуренцию. По-видимому, именно с адаптациями к поселению в пограничном слое связано отмеченное М. Берецки (Bereczky, 1990) распределение щупальцевых инфузорий, поселяющихся на стеклах в условиях проточности, на несколько групп по степени поднятости над субстратом. Вероятно, в этом случае, находящиеся на одном трофическом уровне цилиаты распределяются по разным частям пограничного слоя, деля таким образом экологическую нишу. За счет упомянутых выше адаптаций может формироваться и горизонтальная структура сообщества обрастателей. Существенную роль в формировании пространственной структуры играют и связанные с обтеканием водой явления, подобные "краевому эффекту", изученному А. И. Раилкиным (1988, 1991).

Авторы выражают глубокую признательность А. И. Раилкину за ценные замечания при обсуждении текста статьи. Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда Дж. Сороса и АЕН России (проблема "Биоразнообразие").

Алеев Ю. Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986.— 424 с.

Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. — 208 с.

Довгаль И. В. Проблема происхождения раковины у сидячих инфузорий в связи с представлениями А. А. Любищева о преадаптациях // Теорет. пробл. эволюции и экологии. Материалы Всесоюз. конф., посвящ.100-летию А. А. Любищева.— Тольятти, 1991.— С.71—75.

Першин С. В. Основы гидробионики. —Л.: Судостроение, 1988.— 264 с.

Раилкин А. И., Беседовский А. Р., Амфилохиев В.Б., Бабков А.И. и др. Влияние течение на краевой эффект перифитонных диатомовых водорослей // Вестн. Ленингр. ун-та. — 1988. Сер.3.—3, N 17.— С. 28—36.

Раилкин А. И. Распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемой поверхности // Ботан. журн.— 1991.— 76, N 11.— С.1522— 1527.

Струминский В. В. Аэродинамика и молекулярная газовая динамика. — М.: Наука, 1985— 236 с.

Форе-Фремье Э. Органоиды и аппараты прикрепления у Ciliata // Усп. протозоологи— Л.: Наука, 1969.— С.14—15.

Шлихтинг Г. Теория пограничного слоя.— М.: Наука. — 1974. — 712 с.

Bereczky M. C. Interspecific relationship of some. // Suctoria species in the Danube // Arch. Protistenkd.— 1990.—**138**, 3.— P.251—255.

Carling P. A. The nature of the fluid boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology // Freshwater Biol.— 1992.— **28**, N 2.— P.273—284.

Evans G. T. The encounter speed of moving predator and prey // J. Plankton Res.— 1989.— **11**, N 2.—P. 415—417.

Koehl M. A. R. How do benthic organisms withstand moving water? // Amer. Zool.— 1984.— **24**, N 1. — P. 57—70.

Matthes D. Sessile Ciliaten und ihre Adaptationen an die symphorionte Lebensweise // Zool.Anz. — 1974.— **192**, N 3/4.— S. 153—164.
Nachtigal W. Uber Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden // Z. vergl. Physiol.— 1960.— **43**.— S.48—118.
Rieder J. Biologische und okologische Untersuchungen an Susswasser-Suktorien // Arch. Naturgesch.— 1936.— **5**.— S. 137—214.
Silvester N. R., Sleigh M.A. The forces on microorganisms at surfaces in flowing water // Freshwater Biol.— 1985.— **15**.— P. 433—448.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)
Институт гидромеханики НАН Украины
(252057 Киев)

Получено 30.08.94

УДК 595.121

В. П. Шарпило, В. В. Корнюшин

ЛОКОМОТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ ЗРЕЛЫХ ЧЛЕНИКОВ ЦЕСТОД ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ И ОСОБЕННОСТИ РАССЕИВАНИЯ ИМИ ЯИЦ

Локомоторна активність зрілих члеників цестод у зовнішньому середовищі і характер розсіювання ними яєць. Шарпило В. П., Корнюшин В. В. — В експерименті і в природних умовах досліджена поведінка і переміщення члеників двох видів цестод — *Mesocestoides lineatus* та *Chapmania tauricollis*. На основі оригінальних та літературних даних проаналізовані особливості розсіювання яєць члениками різних видів цестод, встановлено зв'язок між цим явищем та контингентом проміжних хазяїв.

Ключові слова: цестоди, рухливість члеників, склад проміжних хазяїв.

Locomotory Activity of Mature Cestode Proglottids in External Environment and Egg Dissemination Pattern They Display. Sharpilo V. P., Korniushin V. V. — Behaviour and mobility of two cestode species proglottids — *Mesocestoides lineatus* and *Chapmania tauricollis* have been observed under experiment and natural conditions. An analysis of egg dissemination pattern in different cestode proglottid species is based upon orginal and literary data, a relation between this phenomenon and intermediary host contingent is established.

Key words: cestodes, proglottid mobility, intermediary host contingent.

Среди различных групп цестод, паразитирующих у диких и домашних животных и у человека, есть, как известно, виды, зрелые членики которых, выделившиеся из пищеварительного тракта хозяина, обладают способностью к самостоятельному передвижению и могут не только расползаться по поверхности субстрата из помета, но и (у некоторых видов) подниматься на вертикальные поверхности. Такая локомоторная активность члеников установлена у ряда представителей отряда Cyclophillidea, относящихся к семействам Taeniidae (*Taeniarhynchus saginatus, Taenia hydatigena, T. pisiformis, Echinococcus granulosus, Alveococcus multilocularis, Multiceps multiceps*), Davaineidae (*Davainea proglottina, Skrjabinia cesticillus), Idiogenidae (Chapmania tauricollis*), Dilepididae (*Choanotaenia infundibulum*), Dipylidiidae (*Dipylidium caninum, Joyeuxiella pasqualei*), Paruterinidae (*Cladotaenia* sp.), Mesocestoididae (*Mesocestoides latus, M.lineatus*), Nematotaeniidae (*Nematotaenia tarentolae*). Рассматриваемое явление несомненно распространено шире и присуще, по-видимому, ряду других видов высших цестод, жизненные циклы которых проходят в наземных условиях. Способность члеников к передвижению во внешней среде — важное экологическое приобретение, возникшее в процессе эволюции независимо в разных группах цестод. Ползающие по субстрату членики, транспортируя и рассеивая яйца, способствуют повышению вероятности заражения промежуточных хозяев, повышая надежность и устойчивость паразитарных систем.

В процессе изучения жизненных циклов цестод авторы обратили внимание на подвижность зрелых члеников *Mesocestoides lineatus* — паразита хищных млекопитающих и *Chapmania tauricollis* — паразита страуса нанду и имели воз-